

日本柄瘤蚜茧蜂与其寄主豆蚜的相互作用： 寄主龄期选择及其对发育的影响

甘明^{1,2}, 苗雪霞¹, 丁德诚^{1*}

(1. 中国科学院上海生命科学院植物生理生态研究所, 上海 200032; 2. 中山大学中山医学院寄生虫教研室, 广州 510080)

摘要: 在 25℃ 下研究了日本柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus japonicus* Ashmead 对寄主豆蚜 *Aphis craccivora* Koch 龄期的选择和被寄生豆蚜的龄期对蚜茧蜂发育的影响。结果表明: 在混合虫态寄主中, 日本柄瘤蚜茧蜂通常选择较小龄期的若蚜寄生, 其中 2 龄若蚜的相对被寄生率最高, 为 26.4%; 其次是 1 龄若蚜, 为 20.6%; 无翅成蚜与 3、4 龄有翅若蚜和成蚜的相对被寄生率较低。日本柄瘤蚜茧蜂的寄生延长了豆蚜若蚜的发育, 其中 1 龄若蚜被寄生后, 1~3 龄历期显著延长; 有翅 3 龄若蚜被寄生后, 3、4 龄历期明显延长; 但无翅和有翅 4 龄若蚜被寄生后的发育历期均不受影响。各龄若蚜被寄生后羽化的成蚜寿命明显缩短, 其中, 被寄生的 1 龄若蚜不能发育至成蚜, 其它较早龄期被寄生的若蚜羽化的成蚜繁殖力均显著降低。寄生时寄主的发育期也影响寄生蜂的发育, 2 龄豆蚜被寄生时的日本柄瘤蚜茧蜂个体发育最快, 为 194.10 h; 1 龄寄主被寄生时蚜茧蜂的发育最慢, 需 215.80 h。并对不同发育期蚜虫总蛋白质和总糖原含量进行了测定。

关键词: 豆蚜; 日本柄瘤蚜茧蜂; 寄主-寄生蜂的相互关系; 寄主龄期选择; 繁殖力曲线

中图分类号: Q965 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296 (2003) 05-0598-07

Interactions between the parasitoid *Lysiphlebus japonicus* Ashmead and its host *Aphis craccivora* Koch: host-stage selection and its effect on development

GAN Ming^{1,2}, MIAO Xue-Xia¹, DING De-Cheng^{1*} (1. Institutes of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes of Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China; 2. Department of Parasitology, Zhongshan Medical College, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510080, China)

Abstract: Host-stage selection of *Lysiphlebus japonicus* Ashmead, a parasitoid of *Aphis craccivora* Koch and the effect of host stage being parasitized on the parasitoid development and fecundity were investigated at (25 ± 1) °C. When aphids of mixed stages were provided, the parasitoid showed a preference for younger aphids to parasitize. The relative parasitism on the 2nd instar aphids was the highest (26.4%), followed by 1st instar aphids (20.6%), and rather low on the adults. The development of the aphids was delayed after being parasitized. The durations of the 1st, 2nd and the 3rd instar of the hosts significantly prolonged when 1st instar aphids were parasitized, and those of the 3rd and 4th instar were also markedly extended after alate were parasitized. However, no obvious influence on development of apterae and alate was observed after they were parasitized. The life span of the adults of the aphids parasitized at various nymphal stages sharply shortened. All of the parasitized 1st instar aphids turned to mummies before the adults. The fecundity of the adults from younger aphids parasitized distinctly declined in comparison with the control adults. Immature stage of the parasitoid in 2nd instar of the hosts developed the fastest with duration of 194.10 h, and the slowest of 215.80 h in 1st instar of the hosts. Total contents of protein and glycogen in *A. craccivora* of different stages were also assayed.

Key words: *Aphis craccivora*; *Lysiphlebus japonicus*; host-parasitoid interaction; host-stage selection; age-specific fecundity curve

寄主龄期是寄生蜂与寄主相互关系中的重要因子, 是决定寄主适合性的重要因素之一 (Nuss-

基金项目: 中国科学院院长基金资助项目

作者简介: 甘明, 女, 1975 年 12 月生, 江西南昌市人, 博士, 研究方向为昆虫生理生化, 现为中山大学中山医学院寄生虫教研室博士后, 邮编: 510080; E-mail: ganming75@sina.com

* 通讯作者 Author for correspondence, 中国科学院上海植物生理生态研究所重庆路园区, 邮编: 200025

收稿日期 Received: 2002-10-08; 接受日期 Accepted: 2003-07-14

baumer and Schopf, 2000)。研究表明，寄生蜂对寄主的龄期有选择现象（丁德诚等，1994；Chau and Mackauer, 2000）。寄生时寄主的龄期对寄生蜂与寄主的发育以及寄主的繁殖力均显示明显影响（Campbell and Mackauer, 1975；Polaszek, 1986；Kring and Kring, 1988；Sequeira and Mackauer, 1992a, 1993；Nussbaumer and Schopf, 2000）。深入研究寄生蜂对寄主的选择性与寄主适合性的关系，有助于认识寄生蜂与寄主之间的相互作用，并为定量评估寄生蜂的控害潜能及大量繁殖寄生蜂提供依据。

豆蚜 *Aphis craccivora* Koch 在全世界分布广泛，寄主植物达 200 余种，能传播 40 余种植物病毒病，是豆科植物的重要害虫（文礼章，1987）。日本柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus japonicus* Ashmead 是豆蚜重要的优势种寄生性天敌，对豆蚜有较好的控制作用。目前，关于在寄主不同龄期寄生对日本柄瘤蚜茧蜂和寄主发育的影响，均未见系统的研究报道。作者在这些方面进行了研究，结果如下。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

日本柄瘤蚜茧蜂及其寄主豆蚜均采自上海郊区，豆蚜用蚕豆苗饲养；二者都已在实验室内繁殖多代。供试昆虫的饲养与试验均在 $(25 \pm 1)^{\circ}\text{C}$ ，16L:8D 条件下进行。

1.2 蚜茧蜂对不同龄期和翅型豆蚜的选择

取 1、2 龄若蚜，3、4 龄无翅和有翅若蚜以及无翅和有翅成蚜各 10 头进行试验。将各虫态待试蚜虫移至同一蚕豆苗上，定殖 2 h 后，引入 5 头当天羽化的雌性寄生蜂，接蜂 6 h，然后将雌蜂移出，将各组蚜虫分别饲养至蜂羽化或蚜虫死亡。每天定时观察记录。试验重复 5 次。

1.3 蚜茧蜂寄生对豆蚜发育的影响

将成蚜转移到豆苗上，繁殖 2 h 后移走，此段时间出生的若蚜作为同一批参试蚜虫。1 龄时高密度可诱导有翅蚜的产生（Itoyama *et al.*, 2000）。因此，在挑取出部分 1 龄若蚜单独饲养作为参试与对照用虫后，将余下的 1 龄若蚜聚集饲养至 2 龄，再分开单独饲养至各参试虫龄态。分别取 1、2 龄若蚜，3、4 龄无翅和有翅若蚜及无翅和有翅成蚜 25~40 头进行试验。每组蚜虫的被寄生在 2 h 内完成，每头参试蚜虫只被寄生一次，然后立即移至不同蚕

豆苗上继续单独饲养。每天定时观察记录各被寄生组与对照组蚜虫的发育和繁殖情况。1 龄被寄生的蚜虫除少数在 3 龄变成僵蚜外，大多数在 4 龄变成僵蚜，因此，在统计其 3 龄存活时间时少数已变成僵蚜的蚜虫未计算在内，4 龄存活时间则统计至变成僵蚜为止。

1.4 寄生时的蚜虫龄期对蚜茧蜂发育的影响

取 1、2 龄若蚜，3、4 龄无翅若蚜和无翅成蚜及 3、4 龄有翅若蚜和有翅成蚜各 200~250 头进行试验。每组蚜虫的被寄生在 2 h 内完成，每头参试蚜虫只被寄生一次，然后继续饲养。定时解剖被寄生蚜虫，检查并记录寄生蜂的发育情况。

1.5 不同龄期蚜虫总蛋白质和总糖原含量测定

总蛋白质含量测定按照 Bradford (1976) 法，用 UV755B 紫外可见分光光度计在 595 nm 处测 OD 值。以牛血清白蛋白作标准曲线。总糖原含量测定参考 Thompson (1986) 法，采用硫酸-蒽酮法，用 UV755B 紫外可见分光光度计在 620 nm 处测 OD 值。以葡萄糖溶液作标准曲线，每组测定均重复 3 次。

1.6 数据分析

数据采用 SPSS10.0 软件进行 *t*-检验或方差分析。

2 结果与分析

2.1 蚜茧蜂对不同龄期和翅型豆蚜的寄生选择

在混合虫态寄主中，日本柄瘤蚜茧蜂偏向选择较小龄期的豆蚜寄生。2 龄寄主的相对被寄生率最高，达 27.1%，其次是 1 龄若蚜和 3 龄无翅若蚜，无翅成蚜与有翅若蚜和有翅成蚜的被寄生率较低。在有翅与无翅若蚜之间，无翅若蚜的被寄生率明显要高，在不同翅型的成蚜和若蚜之间，若蚜的被寄生率明显高于成蚜（表 1）。

2.2 蚜茧蜂寄生对豆蚜发育的影响

在 1~3 龄时被日本柄瘤蚜茧蜂寄生的若蚜发育历期均出现不同程度的延长，其中以 1 龄时被寄生的尤为明显。出生 22~24 h 后被寄生的 1 龄若蚜的 1 龄、2 龄和 3 龄历期与对照组相比均显著延长，分别达到 33.6 h、30.0 h 和 34.0 h。同时还观察到 1 龄时被寄生的蚜虫大多数在 4 龄变成僵蚜，但与其它各龄被寄生蚜虫相比，4 龄历期并未明显缩短。3 龄有翅若蚜被寄生后，其 3 龄和 4 龄的历期亦出现明显延长，分别从对照组的 29.3 h 和 35.5 h 延长到 33.9 h 和 46.5 h。4 龄若蚜被寄生时，

表 1 日本柄瘤蚜茧蜂对不同发育期豆蚜的选择 (25℃ ± 1℃)*

Table 1 *Lysiphlebus japonicus* preference for various stages of *Aphis craccivora* at 25℃ ± 1℃*

| 寄主发育期 Host stage | 观察虫数 (头) Number of aphids tested | 寄生数 (头) Number of hosts parasitized | 相对被寄生率 (%)** Relative parasitism rate |
|---------------------|-------------------------------------|--|--|
| 1 龄 1st instar | 10 × 5 | 4.2 ± 0.5 ab | 20.8 ± 1.9 a |
| 2 龄 2nd instar | 10 × 5 | 5.3 ± 0.3 a | 27.1 ± 1.4 b |
| 无翅型 Apterous | | | |
| 3 龄 3rd instar | 10 × 5 | 3.8 ± 0.7 b | 19.0 ± 2.8 a |
| 4 龄 4th instar | 10 × 5 | 3.0 ± 0.6 b | 14.9 ± 2.6 a |
| 成蚜 Adult | 10 × 5 | 1.0 ± 0.4 c | 5.2 ± 1.7 cd |
| 有翅型 Alate | | | |
| 3 龄 3rd instar | 10 × 5 | 1.5 ± 0.7 c | 8.0 ± 3.6 c |
| 4 龄 4th instar | 10 × 5 | 0.8 ± 0.1 c | 4.4 ± 1.0 cd |
| 成蚜 Adult | 10 × 5 | 0.2 ± 0.2 c | 0.75 ± 0.8 d |

* 表中数据为平均值 ± 标准差, 数据后有不同字母表示差异显著 (P ≤ 0.05), 后同 The data in the table indicate mean ± SD and those followed by different letters are significantly different at P ≤ 0.05. The same for the following tables.

** 被寄生数占总被寄生数的百分率 The percent of specific parasitized aphids to total parasitized hosts.

表 2 豆蚜在不同龄期被日本柄瘤蚜茧蜂寄生后的发育 (25℃ ± 1℃)

Table 2 Development of the host *A. craccivora* after being parasitized in different instars by *L. japonicus* at 25℃ ± 1℃

| 被寄生龄期 Instar of host parasitized | 供试蚜数 Number of aphids tested | 若蚜历期 Nymphal duration (h) | | | |
|-------------------------------------|---------------------------------|---------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| | | 1 龄 1st instar | 2 龄 2nd instar | 3 龄 3rd instar | 4 龄 4th instar |
| 1 龄 1st instar | 38 | 33.6 ± 0.9 a | 30.0 ± 1.7 a | 34.0 ± 2.2 a | 29.8 ± 3.2 a |
| 2 龄 2nd instar | 37 | — | 24.0 ± 1.4 b | 30.9 ± 1.6 b | 31.7 ± 2.2 a |
| 对照 CK | 64 | 27.2 ± 0.5 b | 21.6 ± 0.8 b | 29.2 ± 2.0 b | 29.2 ± 1.7 a |
| 无翅型 Apterous | | | | | |
| 3 龄 3rd instar | 35 | — | — | 31.6 ± 1.1 b | 35.2 ± 3.8 a |
| 4 龄 4th instar | 33 | — | — | 30.6 ± 0.9 a | |
| 对照 CK | 30 | | | 29.2 ± 2.0 b | 29.2 ± 1.7 a |
| 有翅型 Alate | | | | | |
| 3 龄 3rd instar | 30 | — | — | 33.9 ± 1.4 ab | 46.5 ± 0.5 b |
| 4 龄 4th instar | 34 | — | — | 36.1 ± 3.5 a | |
| 对照 CK | 25 | | | 29.3 ± 1.0 b | 35.5 ± 1.1 a |

若蚜历期不再延长, 在 2 龄和无翅 3 龄被寄生的若蚜, 若虫历期虽都显示不同程度的延长, 但与对照相比, 差异不显著 (表 2)。

2.3 蚜茧蜂寄生对豆蚜繁殖力的影响

观察表明, 在被寄生的蚜虫中, 1 龄被寄生的若蚜在 3、4 龄时均已变成僵蚜, 不能发育为成蚜; 其它各龄被寄生蚜虫羽化的成蚜平均寿命均不超过 7 天。正常有翅成蚜与无翅成蚜的平均寿命分别为 20.3 天和 18.2 天, 显然, 蚜茧蜂寄生使各龄寄主

的成蚜平均寿命明显缩短 (表 3)。蚜虫的产仔天数和平均产仔蚜数由于被寄生后成蚜寿命的缩短而显著下降, 寄生还影响了蚜虫的日产仔蚜数 (图 1 ~ 2)。被寄生的龄期越早, 被寄生蚜虫受影响越明显。1 龄时被寄生的若蚜不能发育至成蚜, 2 龄被寄生的若蚜有 32.4% 发育至成蚜, 其中只有 25% 可产仔蚜, 平均产仔蚜数仅为 1.3 头。3 龄无翅若蚜被寄生后有 91.4% 能发育至成蚜, 其中有 78.1% 可产仔蚜。4 龄若蚜被寄生后都能发育至成

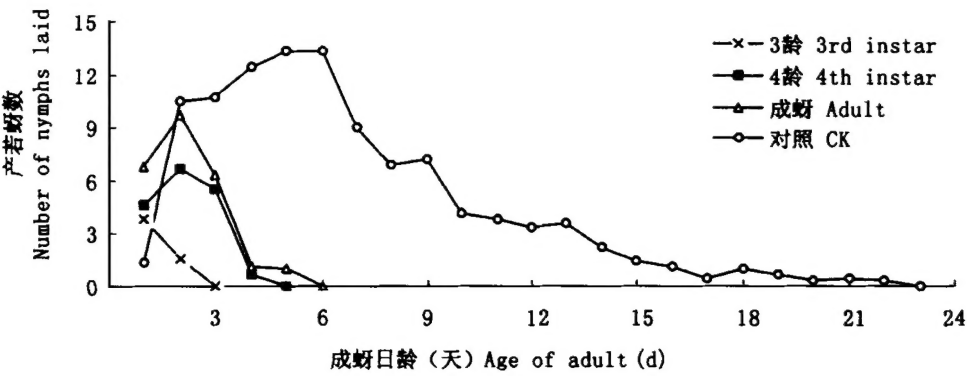


图 1 豆蚜在不同发育期被日本柄瘤蚜茧蜂寄生后羽化的无翅成蚜的繁殖力曲线

Fig. 1 Age-specific fecundity curves of apterous adults of *A. craccivora* parasitized at various nymphal stages by *L. japonicus*

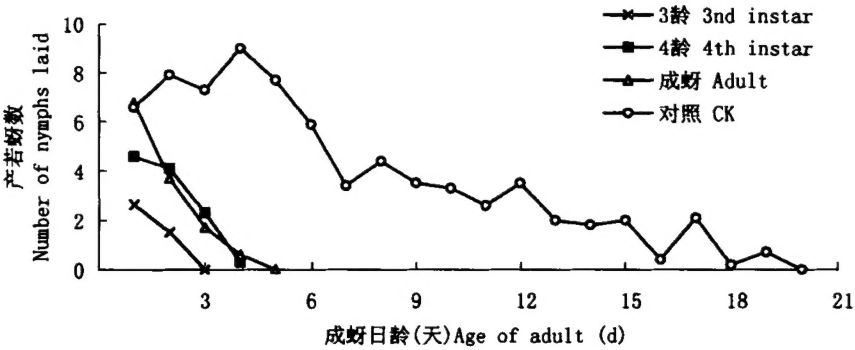


图 2 豆蚜在不同发育期被日本柄瘤蚜茧蜂寄生后羽化的有翅成蚜的繁殖力曲线

Fig. 2 Age-specific fecundity curves of alate adults of *A. craccivora* parasitized at various nymphal stages by *L. japonicus*

表 3 日本柄瘤蚜茧蜂寄生对豆蚜繁殖力的影响 (25℃ ± 1℃)

Table 3 Effects of parasitism by *L. japonicus* on fecundity of the host *A. craccivora* at 25℃ ± 1℃

| 被寄生时寄主发育期 Stage of host parasitized | 供试蚜数 Number of aphids tested | 羽化率 (%) Emergence | 繁殖率 (%) Reproductive adults | 产仔数 Number of offsprings | 成蚜寿命 (天) Adult life span |
|---|------------------------------------|----------------------|-----------------------------------|--------------------------------|-----------------------------|
| 1 龄 1st instar | 38 | 0 | — | — | — |
| 2 龄 2nd instar | 37 | 32.4 | 25.0 | 1.3 ± 0.1 a | 1.1 ± 0.1 a |
| 无翅型 Apterous | | | | | |
| 3 龄 3rd instar | 35 | 91.4 | 78.1 | 6.8 ± 1.4 a | 2.4 ± 0.7 a |
| 4 龄 4th instar | 33 | 100.0 | 100.0 | 16.7 ± 2.8 a | 3.6 ± 1.1 a |
| 成蚜 Adult* | 27 | — | 100.0 | 24.2 ± 3.5 a | 5.5 ± 1.4 a |
| 对照 CK | 30 | 96.7 | 96.6 | 93.8 ± 8.6 b | 20.3 ± 3.7 b |
| 有翅型 Alate | | | | | |
| 3 龄 3rd instar | 30 | 83.3 | 80.0 | 4.6 ± 1.6 a | 1.9 ± 0.3 a |
| 4 龄 4th instar | 34 | 100.0 | 100.0 | 13.2 ± 2.0 a | 4.0 ± 1.3 a |
| 成蚜 Adult* | 27 | — | 100.0 | 14.0 ± 2.1 a | 6.5 ± 1.9 a |
| 对照 CK | 25 | 92.0 | 95.7 | 53.6 ± 6.4 c | 18.2 ± 2.9 b |

* 1 日龄 1 day old; 下同 The same for Table 4 and 5.

蚜，并全都具有生育力，但产仔蚜数明显少于对照组（表 3）。

2.4 寄主对日本柄瘤蚜茧蜂发育的影响

日本柄瘤蚜茧蜂在寄主体内的发育历期随其寄

生时寄主龄期的不同而异（表 4）。在寄主 1 龄时寄生的寄生蜂需花费更多时间完成发育，达 215.8 h，在寄主 2 龄时寄生的蚜茧蜂发育历期最短，只需要 194.1 h 即可羽化出蜂。

日本柄瘤蚜茧蜂的羽化率随寄主被寄生时龄期的增加而降低，在寄主 1 龄和 2 龄时寄生的蚜茧蜂羽化率为 100%，在 1 日龄无翅和有翅成蚜时寄生的蚜茧蜂羽化率分别为 85.0% 和 72.7%。在无翅蚜 4 龄时寄生的蚜茧蜂子蜂雌性比最高，占 80%，其次是在有翅若蚜 4 龄时寄生的，羽化的 F_1 代雌性占 75.9%，从 1 龄若蚜时寄生的蚜虫体内羽化的雌性比最低，为 60.6%。在无翅蚜 4 龄时寄生的蚜茧蜂羽化的雌蜂平均体长为 2.23 mm，雄蜂长 2.20

mm，个体较大，在 1 日龄有翅成蚜时寄生的茧蜂羽化的雌蜂和雄蜂体长分别为 2.03 mm 和 1.80 mm，个体较小（表 4）。

2.5 不同龄期蚜虫总蛋白质和总糖原含量比较

各龄蚜虫的总蛋白质和总糖原含量测定结果见表 5。每头蚜虫的总蛋白质含量在若虫期随着龄期的增长而增加，在 4 龄时达到最高值，达 50% 以上，蜕皮至成蚜后，总蛋白质含量下降。翅型对总蛋白质的变化趋势没有明显作用。总糖原的含量变化趋势与总蛋白质相似，但翅型对蚜虫的总糖原含量有明显影响，有翅 3 龄和有翅成蚜的糖原含量显著低于相应的无翅蚜虫。

表 4 豆蚜被寄生时的发育期对日本柄瘤蚜茧蜂的影响 (25 ± 1℃)
Table 4 Effect of the host stage being parasitized on the parasitoid *L. japonicus* at 25 ± 1℃

| 寄主发育期 Host stage | 供试蚜数 Number of aphids tested | 从产卵至羽化 (h) Immature duration | 羽化率 (%) Emergence | 雌蜂 (%) Female | 体长 Body length (mm) | |
|---------------------|---------------------------------|---------------------------------|----------------------|------------------|---------------------|----------------|
| | | | | | 雌 Female | 雄 Male |
| 1 龄 1st instar | 238 | 215.8 ± 5.9 a | 100.0 | 60.6 | 2.13 ± 0.04 ab | 1.93 ± 0.05 ab |
| 2 龄 2nd instar | 237 | 194.1 ± 5.2 b | 100.0 | 71.4 | 2.15 ± 0.04 ab | 2.00 ± 0.05 ab |
| 无翅型 Apterous | | | | | | |
| 3 龄 3rd instar | 235 | 200.1 ± 4.6 bc | 94.3 | 72.7 | 2.09 ± 0.02 a | 1.93 ± 0.07 ab |
| 4 龄 4th instar | 233 | 203.2 ± 2.9 abc | 90.9 | 80.0 | 2.23 ± 0.03 b | 2.20 ± 0.01 a |
| 成蚜 Adult | 200 | 198.3 ± 3.3 bc | 85.0 | 68.4 | 2.05 ± 0.03 a | 1.98 ± 0.04 ab |
| 有翅型 Alate | | | | | | |
| 3 龄 3rd instar | 230 | 211.8 ± 4.0 ac | 94.1 | 68.8 | 2.09 ± 0.03 a | 2.03 ± 0.03 ab |
| 4 龄 4th instar | 234 | 205.5 ± 4.7 abc | 85.3 | 75.9 | 2.16 ± 0.03 ab | 2.10 ± 0.01 a |
| 成蚜 Adult | 200 | 205.3 ± 5.0 abc | 72.7 | 62.5 | 2.03 ± 0.06 a | 1.80 ± 0.02 b |

表 5 不同发育期蚜虫总蛋白质和总糖原含量
Table 5 Total contents of protein and glycogen in *A. craccivora* of different stages

| 蚜虫发育期 Host stage | | 干重 Dry weight (mg) | 总蛋白质 Total protein (μg/蚜) | 总糖原 Total glycogen (μg/蚜) | 总蛋白质/总糖原 Protein/Glycogen |
|---------------------|-------------|-----------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| 1 龄 1st instar | | 0.041 ± 0.001 | 4.6 ± 0.1 | 1.2 ± 0.3 | 3.8 |
| 2 龄 2nd instar | | 0.175 ± 0.011 | 15.7 ± 1.1 | 6.9 ± 1.9 | 2.3 |
| 3 龄 3rd instar | 无翅 Apterous | 0.374 ± 0.026 | 42.2 ± 12.2 | 15.2 ± 2.1 * | 2.8 |
| | 有翅 Alate | 0.335 ± 0.019 | 41.3 ± 5.4 | 8.4 ± 1.0 * | 5.0 |
| 4 龄 4th instar | 无翅 Apterous | 0.672 ± 0.040 | 51.2 ± 9.9 | 38.6 ± 10.8 | 1.3 |
| | 有翅 Alate | 0.601 ± 0.035 | 54.1 ± 9.5 | 31.3 ± 8.6 | 1.7 |
| 成蚜 Adult | 无翅 Apterous | 0.728 ± 0.097 * | 40.8 ± 2.3 | 14.2 ± 2.2 * | 2.9 |
| | 有翅 Alate | 0.514 ± 0.046 * | 33.1 ± 3.6 | 5.8 ± 1.3 * | 5.7 |

同一发育期不同翅型之间进行 t-检验比较，* 表示差异显著 (P ≤ 0.05) Comparison between apterous and alate aphids in the same stage by t-test and the data followed by “*” indicate significantly different at P ≤ 0.05.

3 讨论

试验结果显示,豆蚜被寄生时的龄期对日本柄瘤蚜茧蜂的发育和繁殖有明显影响,这种蚜茧蜂通常选择龄期较小的寄主寄生,尤其喜好2龄寄主,其次是1龄寄主。这与在其它蚜茧蜂中观察到的情况基本一致(Chau and Mackauer, 2000)。寄生蜂对寄主龄期的选择是由寄主的适合性决定的,主要有两方面原因:一是寄主的防御作用,龄期越大的寄主对寄生蜂寄生的抵抗力越大,而且生理防御能力也较强(Nussbaumer and Schopf, 2000)。如寄主对蜂卵的包裹形成随寄主龄期的增加而加快(Chau and Mackauer, 2000),使寄生蜂需要花费更多的时间和能量方能完成寄生,同时幼蜂发育也承担更多风险(Gerling *et al.*, 1990; Chau and Mackauer, 1997; Losey and Denno, 1998; Nussbaumer and Schopf, 2000)。二是寄主体内可供寄生蜂幼虫发育的营养物质含量不同。一般来说,随着龄期的增加,寄主所含的营养物质亦逐步增加,但龄期较大的寄主由于需要大量营养物质来完成其本身一些器官的生长发育,如翅或性腺的发育,寄主营养物质并不一定都能提供给寄生蜂幼虫(Sequeira and Mackauer, 1992b)。我们对不同龄期和翅型蚜虫体内总蛋白质和糖原含量的测定结果,亦证实了这一点。豆蚜从4龄若虫发育到成蚜时,每头蚜虫的总蛋白质和总糖原的含量均明显下降,无翅蚜分别下降约20%和63%,有翅蚜分别下降约39%和81%,与无翅成蚜相比,有翅成蚜的下降更为显著。在有翅成蚜和无翅成蚜之间,每头有翅成蚜的总蛋白质和总糖原含量分别比无翅成蚜低19%和59%左右。每头有翅3龄和4龄若蚜的总糖原含量也分别比相应龄期的无翅若蚜低45%和19%(表5)。这些结果表明,在翅芽和翅的形成过程中,需消耗较多的营养物质,尤其是对糖原的消耗。此外,在试验中我们还观察到在寄主不同龄期时寄生的蚜茧蜂羽化出的子代成蜂个体大小、性比和羽化率亦有所不同,综合这些指标,在4龄若蚜时寄生似乎对日本柄瘤蚜茧蜂的发育最为有利,但是,如前所述,日本柄瘤蚜茧蜂偏爱寄生低龄若蚜,说明在这种蚜茧蜂选择寄主的过程中,寄主含有的营养物质和寄主防御能力二者相比,后者的影响可能更为突出。

寄生蜂的生物量和发育时间与寄主的适合性有关。对日本柄瘤蚜茧蜂而言,蜂幼虫的生长和发育

仅受寄主质量的影响。Sequeira 和 Mackauer (1992b)认为,在这种寄生策略中,寄主的质量和可利用资源随寄主被寄生龄期而不同。寄生蜂为了增加生物量,就必须延长发育时间。1龄蚜虫体内的可利用资源相对于其他各龄蚜虫最少,寄生于1龄若蚜的日本柄瘤蚜茧蜂子蜂只有通过延长自身与寄主的发育时间来获得足够的生长资源。这种调节导致日本柄瘤蚜茧蜂的总发育期明显延长。观察表明日本柄瘤蚜茧蜂发育延长主要是幼虫期被延缓,卵期并未有明显延长。从2龄寄主开始,虽然大多数寄主的若蚜期不同程度地延长,但日本柄瘤蚜茧蜂的发育期没有随寄主龄期变化而明显变化。可以推测,日本柄瘤蚜茧蜂完成幼期生长发育所需的寄主资源存在一个阈值。若寄主的资源低于此阈值,日本柄瘤蚜茧蜂延长幼期发育时间主要用于达到必需的生物量;若高于此阈值,幼期的发育时间则无明显差异,此时寄主的资源越丰富,日本柄瘤蚜茧蜂的生物量就越大、雌性比率就越高。观察表明,无翅4龄寄主的营养状况虽然较2龄寄主要好,但发育出的子蜂在质量上差异不是很大,而选择2龄若蚜寄生的日本柄瘤蚜茧蜂子蜂发育最快,根据 $r_m = \ln R_0 / T$,世代时间 T 的减少与净繁殖率 R_0 的提高可以有效地增加 r_m ,因此,日本柄瘤蚜茧蜂选择2龄蚜虫作为适合性最好的寄主,是多个因子综合作用下与之相适应的自然选择结果。

1龄被寄生的豆蚜的发育历期早在被寄生初期就显著延长,这显示随同蜂卵进入寄主体内的寄生影响因子可能已发挥作用。这些因子包括多分DNA病毒(Polydnavirus, PDV)、畸形细胞、毒液等。在鳞翅目昆虫中,曾报道PDV、畸形细胞等寄生影响因子通过调节寄主的激素分泌来调控寄主的生长发育(尹丽红等, 2001)。例如,黑头折脉茧蜂 *Cardiochiles nigriceps* 寄生末龄烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 幼虫后,其PDV可以抑制烟芽夜蛾幼虫的蜕皮激素分泌,使寄主发育停滞于末龄幼虫期,不能化蛹(Pennicchio *et al.*, 1993)。侧沟茧蜂 *Microplitis croceipes* 的畸形细胞能抑制烟芽夜蛾幼虫的发育和化蛹,并且较低龄的寄主对低日龄的畸形细胞更敏感(Zhang and Dahlman, 1989)。在日本柄瘤蚜茧蜂-豆蚜系统中,参与调控作用的寄生影响因子及其作用机理尚有待进一步研究。

日本柄瘤蚜茧蜂寄生豆蚜后,明显地抑制了寄主的生殖能力。这是从两个途径实现的:一是被寄生蚜虫成蚜寿命显著缩短,使蚜虫的繁殖时间也随

之显著缩短；二是寄生导致蚜虫生殖系统的破坏。寄生后第3天解剖被寄生蚜虫可见其体内胚胎已开始瓦解成球形颗粒悬浮于血淋巴中。Polaszek (1986) 认为，蚜虫胚胎的瓦解是寄生物间接造成的。Soldan 和 Stáry (1981) 推测其瓦解的原因有两个：一是营养物质的流失导致胚胎“饥饿”，得不到足够的营养物质；二是蚜虫被寄生后体内激素水平发生了变化，从而使蚜虫胚胎瓦解。究竟是什么原因导致被日本柄瘤蚜茧蜂寄生的豆蚜胚胎瓦解，还有待更深入的研究。

参 考 文 献 (References)

- Bradford M, 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 72: 248–254.
- Campbell A, Mackauer M, 1975. The effect of parasitism by *Aphidius smithi* (Hymenoptera: Aphidiidae) on reproduction and population growth of the pea aphid (Homoptera: Aphididae). *Can. Entomol.*, 107: 919–926.
- Chau A, Mackauer M, 1997. Dropping of pea aphids from feeding site: consequence of parasitism by the wasp, *Monoclonus paulensis*. *Entomol. Exp. Appl.*, 83: 247–252.
- Chau A, Mackauer M, 2000. Host-instar selection in the aphid parasitoid *Monoclonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiidae): a preference for small pea aphids. *Eur. J. Entomol.*, 97: 347–353.
- Ding D C, Pan W Y, Tang Z Y, Xie G L, Lian J H, Weng J Q, 1994. Host preferences of *Coccobius azumai* (Hymenoptera: Aphelinidae), a parasitoid of *Hemiberleisia pirsophila* (Homoptera: Diaspididae). *Contr. Shanghai Inst. Entomol.*, 11: 35–42. [丁德诚, 潘务耀, 唐子颖, 谢国林, 连俊和, 翁锦泓, 1994. 松突圆蚧花角蚜小蜂对寄主的选择. 昆虫学研究集刊, 11: 35–42]
- Eslin P, Prévost G, 2000. Racing against host's immunity defenses: a likely strategy for passive evasion of encapsulation in *Asobaa tabida* parasitoid. *J. Insect Physiol.*, 46 (8): 1161–1168.
- Gerling D, Roitberg B D, Mackauer M, 1990. Instar-specific defence of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*: influence on oviposition success of the parasite *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *J. Insect Behav.*, 3: 501–514.
- Itoyama K, Tojo S, Yanagita T, Hardie J, 2000. Lipid composition in long-day and short-day forms of the black bean aphid, *Aphis fabae*. *J. Insect Physiol.*, 46 (2): 119–125.
- Kring T J, Kring J B, 1988. Aphid fecundity, reproductive longevity, and parasite development in the *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hymenoptera: Aphidiidae)–*Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae) system. *Can. Entomol.*, 120: 1079–1083.
- Losey J E, Denno R F, 1998. The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: factors affecting dropping behavior. *J. Ecol. Entomol.*, 23: 53–61.
- Nussbaumer C, Schopf A, 2000. Development of the solitary larval endoparasitoid *Glyptapanteles porthetriae* (Hymenoptera: Braconidae) in its host *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Eur. J. Entomol.*, 97: 355–361.
- Pennacchio F, Vinson S B, Tremblay E, 1993. Growth and development of *Cardiochiles nigriceps* Viereck (Hymenoptera, Braconidae) larvae and their synchronization with some changes of the hemolymph composition of their host, *Heliothis virescens* (F.) (Lepidoptera, Noctuidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 24: 65–77.
- Polaszek A, 1986. The effects of two species of hymenopterous parasitoid on the reproductive system of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Entomol. Exp. Appl.*, 40: 285–292.
- Sequeira R, Mackauer M, 1992a. Nutritional ecology of an insect host-parasite association: The pea aphid-*Aphidius ervi* system. *Ecology*, 73: 183–189.
- Sequeira R, Mackauer M, 1992b. Covariance of adult size and development time in the parasitoid wasp *Aphidius ervi* in relation to the size of its host, *Acyrtosiphon pisum*. *Evolutionary Ecology*, 6: 34–44.
- Sequeira R, Mackauer M, 1993. The nutritional ecology of a parasitoid wasp, *Ephedrus californicus* Baker (Hymenoptera: Aphidiidae). *Can. Entomol.*, 125: 423–430.
- Soldan T, Stáry P, 1981. Parasitogenic effects of *Aphidius smithi* (Hymenoptera: Aphidiidae) on the reproductive organs of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae). *Acta Entomol. Bohem.*, 78: 243–253.
- Thompson S N, 1986. Effect of the insect parasite *Hyposoter exiguae* (Viereck) on the carbohydrate metabolism of its host, *Trichoplusia ni* (Hübner). *J. Insect Physiol.*, 32 (4): 287–293.
- Wen L Z, 1987. Review of foreign research on black bean aphid. *Plant Protection*, 4: 47–49. [文礼章, 1987. 国外豆蚜研究概述. 植物保护, 4: 47–49]
- Yin L H, Wang C Z, Qin J D, 2001. Polydnavirus and its functions in parasitoid-host interactions. *Acta Entomol. Sin.*, 44 (1): 109–118. [尹丽红, 王琛柱, 钦俊德, 2001. 多分 DNA 病毒及其在寄生蜂与寄主关系中的作用. 昆虫学报, 44 (1): 109–118]
- Zhang D L, Dahlman D L, 1989. *Microplitis croceipes* teratocytes cause development arrest of *Heliothis virescens* larvae. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 12: 51–61.